

DOI: 10.12264/JFSC2023-030

长牡蛎壳橙快速生长品系基因与环境(G×E)互作效应分析

杜利杰¹, 胡益鸣¹, 马新航¹, 郭浪¹, 徐成勋¹, 李琪^{1,2}

1. 中国海洋大学, 海水养殖教育部重点实验室, 山东 青岛 266003;

2. 青岛海洋科学与技术试点国家实验室, 海洋渔业科学与食物产出过程功能实验室, 山东 青岛 266237

摘要: 为了分析长牡蛎(*Crassostrea gigas*)壳橙快速生长品系生长存活性状的基因型与环境(G×E)互作效应, 本研究构建 28 个全同胞家系并将每个家系均分成 3 组, 分别在乳山、荣成和黄岛海域进行养殖。利用双性状动物模型和 REML 法估计 12 月龄橙快长牡蛎生长和存活性状的遗传力及 G×E 效应, 采用 BLUP 育种值估计法将壳高、体重和存活性状 3 个指标的育种值综合加权, 以期筛选出普适性育种材料。结果显示, 乳山和黄岛海区的表型显著优于荣成海区, 更适合作为养殖海区。乳山、荣成和黄岛 3 个海区生长存活性状的遗传力分别为 0.09~0.75、0.02~0.94 和 0.03~0.75, 存在尺度效应, 但除了存活性状的遗传力外, 都属于中高遗传力, 具有良好的遗传潜力, 通过育种值估计法选育效果更佳; 存活性状则主要受环境因素影响, 可通过表型直接选育。以不同海区为固定效应, 综合 3 个环境计算出的生长和存活性状的遗传力为 0.02~0.44, 综合遗传力下降说明环境差异影响遗传力评估。此外, 选育的目标性状在两两海区间遗传相关均小于 0.8, 存在显著的 G×E 效应, 在选育过程中应综合考虑环境因素。通过比较综合育种值发现存在明显的基因重排效应, 家系 G25 对乳山海区表现出特殊的适应性, 家系 G16 对荣成海区具有特适性, 而家系 G23 对乳山和黄岛表现出适应性, 且筛选出了对 3 个海区具有普适性的家系 G2。研究结果为橙快长牡蛎品系良种选育提供了重要的参考资料。

关键词: 长牡蛎; 壳橙; 家系选育; 遗传参数; 基因与环境(G×E)互作效应; 育种值

中图分类号: S917

文献标志码: A

文章编号: 1005-8737-(2024)02-0177-08

长牡蛎(*Crassostrea gigas*)又称太平洋牡蛎, 是一种广布性双壳贝类。其富含糖原、有机锌等营养物质, 是我国传统的养殖贝类, 经济价值高^[1]。但是随着牡蛎养殖业的快速发展, 环境污染^[2]、牡蛎夏季大规模死亡^[3]等问题频繁出现, 严重制约了我国牡蛎产业的可持续发展。因此, 以优质种质资源为基础, 培育品相好、产量高的牡蛎新品种, 对牡蛎产业的高质量绿色发展具有重要意义。

水产养殖品种的表型取决于基因型和生长环境。不同的基因型可能对环境变化有不同的性能反应, 这种现象被称为基因型-环境(G×E)相互作用^[4]。

基因型(G)通常指的是一个品种群体或一组家系, 如后代群体或全同胞和半同胞家系。环境(E)一般是指不同水平的环境因素, 如不同的水温、盐度、饵料等生产环境。G×E 相互作用可能导致尺度效应^[5-6]和基因重排效应^[6-7], 影响选育策略和选育效率^[8]。长牡蛎养殖海区环境通常较为复杂, 分析 G×E 互作效应对新品种选育很有必要。先前在长牡蛎^[9-12]、半滑舌鳎(*Solea solea*)^[13]、大菱鲆(*Scophthalmus maximus*)^[14]、南美白对虾(*Penaeus vannamei*)^[15]、红鲍(*Haliotis rufescens*)^[16]、海湾扇贝(*Argopecten nucleus*)^[17]等水产品种上都开展了相关研究, 均获得相应的选育进展。

收稿日期: 2023-11-16; 修订日期: 2023-12-22.

基金项目: 山东省农业良种工程项目(2021LZGC027, 2022LZGCQY010).

作者简介: 杜利杰(1998-), 男, 硕士研究生, 研究方向为贝类遗传育种. E-mail: 2410079553@qq.com

通信作者: 李琪, 教授, 博士生导师, 研究方向为海洋贝类遗传育种学. E-mail: qili66@ouc.edu.cn

育种值估计是水产生物选择育种的重要构成,其准确性对选育的选择效果和遗传进展有重要影响。BLUP 育种值估计法结合系谱信息和表型值,获得了后代加性遗传部分的育种值^[18],与仅依靠表型值选育相比,选育效率更高^[6,19],结果更可靠。目前,在中国对虾(*Fenneropenaeus chinensis*)^[19]、草鱼(*Ctenopharyngodon idella*)^[20]、大口黑鲈(*Micropterus salmoides*)^[21]和牡蛎^[6]等品种选育计划中都有应用到 BLUP 育种值法。

在已长牡蛎的选育实践中获得长牡蛎壳橙近交品系^[22],并通过与快速生长品系杂交,培育出壳橙快速生长品系(以下简称“橙快”)^[23-27]。本研究使用家系选育方法,比较 12 月龄 3 个海区各家系的生长存活数据,选出良好的养殖海区,同时分析目标性状的遗传力和 G×E 效应,结合 BLUP 育种值估计法筛选出具有普适性的家系材料,为该品系的选育提供基础数据。

1 材料与方法

1.1 家系构建

2022 年 7 月,将山东乳山海区养殖的橙快长牡蛎第 3 代群体转移至莱州育苗场,从中挑选发育良好、壳色纯正的个体作为亲贝,解剖法收集精卵,采用巢氏设计模型,人工混合受精,共建立 11 个半同胞家系和 33 个全同胞家系。

1.2 幼虫培育及海上养成

幼虫培育在 100 L 聚乙烯塑料桶中进行。受精卵孵化 22 h 后发育至 D 形幼虫,通过选优、换水、投饵及控制密度,监测幼虫期生长情况并作出适当调整。整个培育过程保证各家系充气、投饵、换水等管理操作基本一致。当 35% 的幼虫发育至眼点幼虫阶段,投放扇贝附着基采苗,待片上密度达 20 个/片后,置于室外沉淀池暂养。当所选海区无野生牡蛎幼虫污染时,将各家系均分成 3 份装入扇贝笼中,转移至 3 个不同海区养殖。

1.3 养殖海区选择

选择 3 个牡蛎养殖海区:乳山海阳所附近海域(36.75°N, 121.66°E)、荣成桑沟湾(37.12°N, 122.52°E)和黄岛胶南附近海域(35.91°N, 120.23°E)(图 1)。3 个海区环境存在显著的差异,荣成海区年平均波

高、水温、盐度分别为 0.30 m、12.95 °C、32.20;乳山为 0.50 m、14.20 °C、30.00;黄岛为 0.32 m、15.39 °C、31.00^[28-30]。

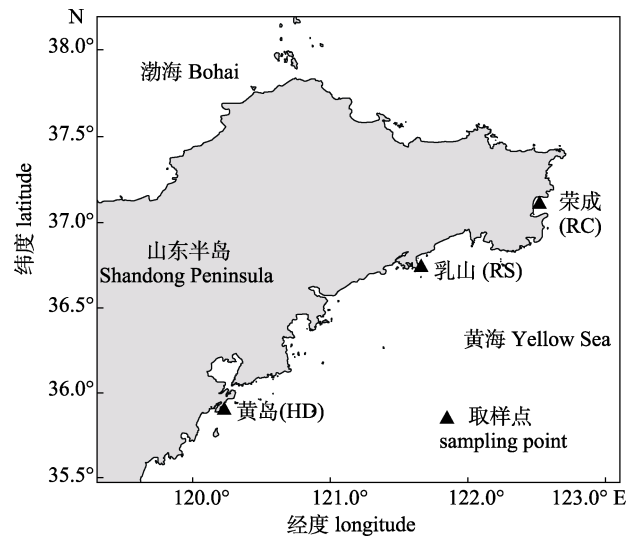


图 1 乳山(RS)、荣成(RC)、黄岛(HD) 3 个养殖海区地点示意

Fig. 1 Locations of growout environments in Rushan (RS), Rongcheng (RC), and Huangdao (HD)

1.4 指标测定

幼虫期 33 个橙快长牡蛎家系有 28 个发育至稚贝期,2023 年 7 月收获 12 月龄长牡蛎成体,3 个海区各家系均未丢失。3 个海区分开测量,各家系随机选取 30 只牡蛎,用游标卡尺(精度 0.01 mm)测量样品的壳高、壳长和壳宽;用电子秤(精度 0.01 g)称量样品的总重。3 个海区各家系的存活率按下式计算^[31]:

$$S(\%)=(N_{12}/N_0)\times 100$$

其中 S 为 12 月龄存活率; N_{12} 为 12 月龄时每个扇贝笼中计数的各家系活牡蛎数; N_0 代表 2022 年 8 月转移时每个扇贝笼中各家系的初始存活牡蛎总数。同时,记录各家系存活和死亡的牡蛎个体数。

1.5 统计分析

1.5.1 表型数据分析 通过 Excel 软件对 3 个海区各家系的生长存活数据进行初步处理,经过数据结构调整后导入 SPSS25.0 软件进行统计分析。使用单因素方差分析(ANOVA)和 Tukey 多重比较对同一家系在 3 个海区下的各个指标进行显

著性分析, 显著性水平设为 0.05, 差异用不同字母表示。

1.5.2 遗传力估计 通过 R 软件运行 ASReml 3.0 程序包, 采用约束极大似然法(REML)进行遗传参数的评估, 在 pin 函数下计算。根据软件要求对数据结构进行整理排列, 建立个体动物模型^[6]:

$$y_{hijk} = \mu + a_{hijk} + \text{Envi}_h + a_{ijk}(\text{Envi}_h) + e_{hijk} \quad (1)$$

式中, h 、 i 、 j 、 k 分别为海区编号、父本编号、母本编号和个体编号。 y_{hijk} 为性状观测值; μ 为性状总体平均值; a_{hijk} 为性状的加性遗传效应; Envi_h 为第 h 个海区的环境固定效应; $a_{ijk}(\text{Envi}_h)$ 是嵌套在第 h 个环境下第 k 个个体的加性效应; e_{hijk} 为性状的随机残差。以环境为固定效应, 动物个体为随机效应, 利用模型(1)估计橙快长牡蛎在乳山、荣成和黄岛 3 个海区环境下的生长和存活性状综合遗传力。

1.5.3 G×E 效应评估 从模型(1)中剔除 Envi_h , 模型简化如下:

$$y_{ijk} = \mu + a_{ijk} + e_{ijk} \quad (2)$$

利用模型(2)分别估计 3 个海区环境下的遗传力, 将在两个海区环境下的同一指标视为两个不同性状^[8], 并用模型(2)估计遗传相关。计算存活性状的遗传力和遗传相关时, 把各家系存活个体记为 1, 死亡个体记为 0, 形成二项数据, 将 ASReml 包中的 logit 模型嵌套进模型(1)和(2)中再进行计算。当采用 logit 模型计算遗传力时, 残差值约为 3.28987。

1.5.4 育种值估计 在橙快长牡蛎的选育过程中, 以壳高、总重和存活率作为主要生长性状选育指标, 故采用模型(2)分别估计乳山、荣成和黄岛 3 个养殖海区的壳高、总重和存活性状的育种值。当进行多个性状的综合选育时, 可以根据各个性状的重要程度对性状进行加权, 得出综合育种值^[6]。综合育种值的计算公式为:

$$A_i = W_1 a_{1i} + W_2 a_{2i} + W_3 a_{3i} \quad (3)$$

式中, W_1 为壳高的加权值, 定义为 $1/3U$, a_{1i} 为个体 i 的壳高育种值; W_2 为总重的加权值, 定义为 $1/3U$, a_{2i} 为个体 i 的总重育种值; W_3 为存活性状的加权值, 定义为 $1/3U$, a_{3i} 为个体 i 的存活性状育

种值。

2 结果与分析

2.1 三个海区各家系生长和存活性状表型参数比较

根据描述统计, 乳山海区和黄岛海区目标性状的均值对比荣成海区都有显著优势($P < 0.05$), 壳高性状分别高出 7.34%、7.90%, 体重性状高出 34.43%、39.42%, 存活率相对提高了 10.52%、10.42%, 而乳山海区和黄岛海区的表型差异不显著。经多重比较, 各海区同一个家系间表型也存在显著差异, 如表 1 所示。从表型上看, 乳山海区的优势家系为 G23 和 G19, 黄岛为 G2 和 G8, 荣成为 G2 和 G19。

2.2 遗传力和 G×E 效应

结果显示, 乳山、荣成和黄岛海区目标性状的遗传力不同, 表型最优的乳山海区在性状遗传力上并不是最优的, 所以有必要通过育种值估计准确评估选育进展。将 3 个海区作为固定效应, 得到的综合遗传力与单独海区估计相比, 都出现了下降。G×E 效应可通过同一性状在不同海区环境间的遗传相关进行评估, 除了乳山-荣成组的壳长性状 (0.80 ± 0.10) 和黄岛-荣成组的壳宽性状 (0.88 ± 0.12), 其他性状在两两海区间遗传相关均小于 0.8, 存在显著的 G×E 互作效应(表 2)。

2.3 综合育种值分析

将壳高、总重和存活率设为 BLUP 育种值法的 3 个指标, 综合得出各海区排名前 20 的个体。乳山海区的优势个体主要来源于家系 G23 (40%)、G3 (15%)、G2 (10%)、G19 (10%) 和 G15 (10%), 黄岛海区主要源于家系 G2 (40%)、G23 (20%)、G2 5 (15%) 和 G8 (15%), 荣成海区则是大多出自家系 G2 (70%) 和 G16 (10%)(表 3)。与单从表型挑选优势家系相比, 育种值排序结合了加性遗传效应, 提供了一个更加全面可靠的结果。

3 讨论

表型和遗传参数是选育中重要的衡量指标。表型中最受关注的是产量性状和质量性状。产量性状是一个综合指标, 包含了快速生长和高存活

表 1 3 个海区环境下的橙快长牡蛎品系生长和存活性状表型参数
 Tab. 1 Phenotypic parameters of growth and survival traits in the rapid-growth strain of the orange shell *Crassostrea gigas* in three sea area environments

家系 family	壳高/mm shell height			湿重/g living weight			存活率 survival rate		
	乳山 RS	黄岛 HD	荣成 RC	乳山 RS	黄岛 HD	荣成 RC	乳山 RS	黄岛 HD	荣成 RC
G1	45.64±8.07 ^a	48.32±6.31 ^a	47.75±3.53 ^a	14.28±4.79 ^a	14.17±4.80 ^a	15.28±3.35 ^a	0.51±0.04 ^a	0.53±0.02 ^a	0.33±0.05 ^b
G2	63.93±6.69 ^a	70.82±8.73 ^b	67.09±10.64 ^{ab}	32.28±10.65 ^a	29.51±5.63 ^a	24.34±8.11 ^b	0.73±0.03 ^a	0.68±0.03 ^a	0.71±0.01 ^a
G3	61.70±12.99 ^a	62.21±5.36 ^a	52.30±9.10 ^b	29.93±12.45 ^a	19.17±4.52 ^b	19.38±6.04 ^b	0.61±0.08 ^a	0.62±0.04 ^a	0.58±0.06 ^a
G4	57.38±8.84 ^a	57.50±7.72 ^a	52.45±10.38 ^a	23.76±6.97 ^a	18.81±4.40 ^b	18.69±6.12 ^b	0.63±0.04 ^a	0.62±0.02 ^a	0.48±0.04 ^b
G5	60.77±11.64 ^a	62.54±7.79 ^a	60.22±11.17 ^a	21.11±8.02 ^a	21.91±5.23 ^a	19.28±6.54 ^a	0.60±0.04 ^a	0.66±0.03 ^a	0.64±0.02 ^a
G6	59.15±13.39 ^a	59.75±9.50 ^a	54.06±6.45 ^a	22.38±9.78 ^a	22.03±8.02 ^a	16.42±3.57 ^b	0.66±0.02 ^a	0.70±0.02 ^a	0.60±0.04 ^b
G7	62.96±9.68 ^a	55.07±7.07 ^b	55.58±9.57 ^b	23.53±9.35 ^a	18.76±5.02 ^b	15.34±5.11 ^b	0.73±0.02 ^a	0.69±0.04 ^a	0.68±0.04 ^a
G8	59.74±5.44 ^a	67.00±7.97 ^b	57.09±9.08 ^a	22.89±5.24 ^a	26.19±6.10 ^a	18.09±6.58 ^b	0.71±0.05 ^{ab}	0.75±0.03 ^a	0.63±0.02 ^b
G9	59.45±6.83 ^a	49.95±6.37 ^b	47.53±7.60 ^b	26.64±6.09 ^a	17.01±5.17 ^b	14.28±3.36 ^b	0.70±0.02 ^a	0.49±0.08 ^b	0.43±0.05 ^b
G10	51.95±11.64 ^a	60.43±9.35 ^b	55.23±7.87 ^{ab}	16.37±6.84 ^a	24.80±7.16 ^b	18.13±6.69 ^a	0.46±0.06 ^a	0.70±0.02 ^b	0.68±0.03 ^b
G11	57.32±8.06 ^a	55.83±3.59 ^a	51.28±5.38 ^b	22.08±6.60 ^a	20.24±4.30 ^a	13.84±3.17 ^b	0.61±0.04 ^a	0.64±0.02 ^a	0.45±0.04 ^b
G12	58.99±9.15 ^a	49.89±4.33 ^b	59.90±10.02 ^a	24.41±8.20 ^a	19.25±6.43 ^b	19.26±5.82 ^b	0.62±0.02 ^a	0.39±0.06 ^b	0.65±0.03 ^a
G13	58.75±9.05 ^a	51.72±3.55 ^b	52.81±7.15 ^b	18.79±6.44 ^a	18.32±2.29 ^{ab}	15.65±4.31 ^b	0.64±0.04 ^a	0.45±0.06 ^b	0.52±0.05 ^{ab}
G14	48.39±9.50 ^{ab}	53.00±7.43 ^a	47.91±6.17 ^b	14.79±6.98 ^a	18.28±5.47 ^b	15.59±2.81 ^{ab}	0.52±0.05 ^{ab}	0.63±0.02 ^a	0.47±0.07 ^b
G15	62.65±8.41 ^a	59.15±7.18 ^{ab}	56.71±8.97 ^b	31.03±10.69 ^a	24.37±5.30 ^b	20.06±6.39 ^b	0.64±0.02 ^a	0.69±0.03 ^a	0.65±0.04 ^a
G16	60.74±7.40 ^a	65.60±8.67 ^a	60.75±8.46 ^a	27.03±7.31 ^a	27.28±8.19 ^a	20.66±5.35 ^b	0.74±0.02 ^a	0.69±0.04 ^a	0.70±0.06 ^a
G17	63.54±9.44 ^{ab}	64.91±10.02 ^a	59.21±6.18 ^b	24.30±6.13 ^a	21.39±6.95 ^{ab}	19.53±4.53 ^b	0.64±0.03 ^a	0.66±0.03 ^a	0.56±0.03 ^b
G18	56.21±10.65 ^a	56.34±6.70 ^a	53.13±9.98 ^a	21.29±8.59 ^a	18.15±4.58 ^a	18.76±4.89 ^a	0.68±0.05 ^{ab}	0.71±0.02 ^a	0.62±0.03 ^b
G19	66.96±9.29 ^a	57.31±10.31 ^b	61.28±6.94 ^b	25.87±6.28 ^a	21.82±7.12 ^b	18.65±4.29 ^b	0.60±0.04 ^a	0.59±0.05 ^a	0.71±0.01 ^b
G20	59.28±9.28 ^a	54.41±6.02 ^b	47.95±4.71 ^c	22.81±8.73 ^a	17.14±3.43 ^b	12.42±2.78 ^c	0.62±0.07 ^a	0.54±0.03 ^a	0.34±0.02 ^b
G21	59.11±7.24 ^a	63.63±7.44 ^b	52.81±6.18 ^c	21.58±5.40 ^a	21.82±6.82 ^a	15.10±4.89 ^b	0.65±0.06 ^a	0.73±0.03 ^a	0.68±0.02 ^a
G22	59.01±7.29 ^{ab}	62.68±8.54 ^a	57.62±8.62 ^b	23.43±7.80 ^a	20.67±5.00 ^{ab}	17.19±5.42 ^b	0.65±0.01 ^a	0.68±0.04 ^a	0.65±0.03 ^a
G23	71.28±9.61 ^a	63.55±10.46 ^b	54.89±6.66 ^c	30.68±8.58 ^a	25.70±6.84 ^b	15.67±3.33 ^c	0.73±0.03 ^a	0.69±0.03 ^a	0.69±0.04 ^a
G24	63.54±9.44 ^a	60.31±9.07 ^a	60.16±7.45 ^a	24.3±6.13 ^a	23.06±7.27 ^a	18.67±4.74 ^b	0.66±0.02 ^{ab}	0.70±0.02 ^a	0.63±0.04 ^b
G25	59.92±10.63 ^a	66.68±12.89 ^b	52.20±8.45 ^c	23.59±8.17 ^a	25.94±9.09 ^a	14.87±4.85 ^b	0.75±0.03 ^a	0.73±0.03 ^a	0.53±0.06 ^b
G26	54.11±6.90 ^a	64.00±8.68 ^b	50.03±6.55 ^a	18.30±4.90 ^a	23.43±6.44 ^b	14.28±5.47 ^c	0.51±0.06 ^a	0.55±0.05 ^a	0.46±0.09 ^a
G27	62.33±8.53 ^a	58.10±10.16 ^a	60.56±7.31 ^a	23.84±7.13 ^a	19.28±4.65 ^b	19.54±4.69 ^b	0.69±0.03 ^a	0.67±0.02 ^a	0.55±0.03 ^b
G28	49.21±7.68 ^a	61.99±12.86 ^b	52.25±10.24 ^a	18.17±7.72 ^a	20.27±4.33 ^a	14.01±4.27 ^b	0.47±0.04 ^a	0.58±0.05 ^a	0.56±0.09 ^a
平均值 average	59.07±10.54	59.38±9.93	55.03±9.32	23.19±8.87	24.05±7.76	17.25±5.64	0.63±0.08	0.63±0.09	0.57±0.11

注: 肩标字母不同代表某家系的这一性状在 3 个海区间具有差异显著性($P < 0.05$)。表中数值为测量值±标准差。

Note: RS: Rushan; RC: Rongcheng; HD: Huangdao. Different shoulder letters indicated that this trait of a family was significantly different among the three sea areas ($P < 0.05$). The values in the table are measured values ± standard deviation.

表 2 3 个海区环境下的橙快长牡蛎品系生长和存活性状的遗传参数
 Tab. 2 Genetic parameters of growth and survival traits in the rapid-growth strain of the orange shell *Crassostrea gigas* in three sea area environments

性状 trait	遗传力 heritability				遗传相关 genetic correlation		
	乳山 RS	黄岛 HD	荣成 RC	乳山+黄岛+荣成 RS+HD+RC	乳山+黄岛 RS+HD	乳山+荣成 RS+RC	黄岛+荣成 HD+RC
壳高/mm shell height	0.62±0.13	0.80±0.14	0.63±0.13	0.36±0.08	0.32±0.19	0.63±0.14	0.62±0.14
壳长/mm shell length	0.42±0.11	0.33±0.09	0.38±0.10	0.23±0.06	0.55±0.18	0.80±0.10	0.64±0.15
壳宽/mm shell width	0.37±0.10	0.32±0.09	0.18±0.07	0.18±0.05	0.66±0.16	0.68±0.16	0.88±0.12
总重/g total weight	0.59±0.13	0.66±0.13	0.43±0.11	0.31±0.07	0.62±0.14	0.53±0.16	0.49±0.17
存活率/% survival rate	0.16±0.07	0.07±0.05	0.07±0.04	0.04±0.02	-0.69±0.71	-0.52±0.67	-0.63±0.75

Note: RS: Rushan; RC: Rongcheng; HD: huangdao.

表 3 3 个海区环境下橙快长牡蛎的综合育种值排序
 Tab. 3 Ranks of comprehensive breeding values of the rapid-growth strain of the orange shell *Crassostrea gigas* in three sea area environments

综合排名 rank	乳山 RS			黄岛 HD			荣成 RC		
	编号 ID	育种值 EBV	家系 family	编号 ID	育种值 EBV	家系 family	编号 ID	育种值 EBV	家系 family
1	RS_680	13.18	G23	HD_741	16.98	G25	RC_050	10.68	G2
2	RS_060	10.68	G2	HD_479	13.94	G23	RC_051	9.93	G2
3	RS_685	10.48	G23	HD_499	11.61	G17	RC_058	8.93	G2
4	RS_668	10.26	G23	HD_038	11.34	G2	RC_045	8.27	G2
5	RS_422	9.96	G14	HD_733	11.09	G25	RC_055	8.25	G2
6	RS_064	9.80	G3	HD_035	10.30	G2	RC_054	8.01	G2
7	RS_423	9.44	G15	HD_746	10.20	G25	RC_040	7.63	G2
8	RS_542	9.32	G19	HD_055	10.06	G2	RC_059	7.61	G2
9	RS_080	9.24	G3	HD_037	10.00	G2	RC_052	7.54	G2
10	RS_061	9.12	G3	HD_236	9.44	G8	RC_041	7.19	G2
11	RS_570	8.84	G19	HD_060	9.41	G2	RC_056	6.85	G2
12	RS_449	8.56	G15	HD_050	9.40	G2	RC_360	6.74	G12
13	RS_055	8.49	G2	HD_039	9.19	G2	RC_043	6.65	G2
14	RS_674	8.16	G23	HD_684	9.14	G23	RC_460	6.62	G16
15	RS_664	8.07	G23	HD_754	9.10	G26	RC_141	6.61	G5
16	RS_669	7.95	G23	HD_052	9.02	G2	RC_464	6.54	G16
17	RS_477	7.70	G16	HD_682	8.70	G23	RC_053	6.38	G2
18	RS_666	7.70	G23	HD_480	8.46	G24	RC_128	6.35	G4
19	RS_728	7.38	G25	HD_685	8.39	G23	RC_570	6.29	G19
20	RS_686	7.30	G23	HD_239	8.35	G8	RC_044	6.25	G2

Note: RS: Rushan; RC: Rongcheng; HD: huangdao.

率。壳高、壳长、壳宽、体重等都是快速生长的选育目标。有的研究以单个性状为选育指标,如收获时体重^[11]、夏季存活率^[32]等,有的则是综合生长和存活率进行选育^[9-10]。质量性状主要包括肉质、壳型和壳色。壳色性状通常与生长性状协同选育^[33-34]。本研究将橙快长牡蛎家系的壳高、体重和存活率综合在一起进行选育,可以更全面地衡量该品系在 3 个海区的生长表型情况。其中,3 个海区的存活率均超过了 50%,与先前报道的中国北方的长牡蛎的夏季死亡率超过 60%相比有所提升^[35]。乳山和黄岛海区的环境对于该品系壳高和体重的增益明显好于荣成,这种差异可能是 3 个海区间的风浪大小、温度、盐度和饵料丰度不同导致的^[36]。从表型上分析,乳山和黄岛相比荣成海区更适合橙快长牡蛎生长。

遗传力是制定选育策略、预测遗传进展的重要因素,也是选育性状与养殖环境的综合体现。

本研究所得各海区性状遗传力不同,黄岛的总重和壳高遗传力高于乳山和荣成,而乳山的存活性状遗传力高于黄岛和乳山,存在尺度效应,即在 G×E 互作效应中表现出遗传组分的异质性^[5],这与邢德等^[6]在壳白长牡蛎中的研究结果类似,在国外对长牡蛎不同环境下的遗传力估计中也普遍存在^[9-10]。各海区遗传力除了存活率,都属于中高遗传力,表明橙快长牡蛎的生长性状有良好的选育潜力,可以作为目标性状继续获得遗传增益。存活率的遗传力都很低,说明橙快长牡蛎的存活性状主要受环境影响,而不是遗传因素。但是以 3 个海区为固定效应,综合 3 个海区计算出的遗传力有所降低,说明环境差异确实对遗传力评估有影响^[4]。

G×E 互作效应还会表现出跨环境的基因重排效应^[5]。Falconer^[8]最先提出将不同环境中的同一性状视为不同性状即遗传相关的概念,能够量化

G×E 互作效应,从而预测育种计划可获得的遗传增益^[11]。当遗传相关降到 0.8 以下就可认为存在显著的 G×E 互作效应^[8,37]。本研究中橙快长牡蛎的壳高、体重和存活率性状在两两海区间遗传相关都小于 0.8,均表现出了显著的 G×E 互作效应。对于水产动物的 G×E 互作研究很广泛,但是结果不尽相同,所采取的育种策略也不同。在长牡蛎体重^[11]、美洲牡蛎(*Crassostrea virginica*)生长^[38]、葡萄牙牡蛎(*Crassostrea angulata*)体重和杂种优势^[39]以及一些其他水产动物相关性状^[14-16]的研究中 G×E 互作效应并不显著,在育种计划中可以不考虑环境因素。而在长牡蛎产量和存活性状^[9-10]、海湾扇贝生长与存活性状^[17]、虹鳟的生长性状^[5]等研究中,均存在显著的 G×E 互作效应,需要将环境纳入选育范围。因此,在选育橙快长牡蛎品系时,需要综合考量养殖环境因素,提高选育效率。

育种值是指个体表型值中加性遗传效应部分,只有加性效应值即育种值能够稳定遗传给后代,因此育种值估计对选育计划来说十分必要^[18]。本研究通过将 3 个性状的育种值进行加权计算,对于橙快长牡蛎品系的选育具有参考重要意义^[6,21]。其中,存活性状的育种值在数值上均小于 0.1,对于综合育种值的影响不显著,在以存活性状为选育目标时,可以直接挑选存活率高的家系作为育种材料。比较各海区所有个体的综合育种值,发现 G2 家系对 3 个海区具有普适性;G23 家系则对乳山和黄岛表现出适应性;G25 家系对黄岛有特异性;G16 家系对荣成表现出特殊适应性。3 个海区的育种值排序表现出基因重排效应,这意味着在一个海区表现好的基因型在其他环境可能无法保持优势。所以在生长性状的选育上,采用育种值估计比单从表型上选育效果更好。

综上所述,橙快长牡蛎的生长存活性状存在显著的 G×E 互作效应,在选育进程中应把养殖环境纳入考量范围。此外,通过表型分析发现乳山和黄岛更适合作为养殖海区,通过育种值比较筛选到了普适于 3 个海区的家系 G2。同时,橙快长牡蛎 12 月龄生长性状的遗传力处于中高水平,具有良好的遗传潜力,通过育种值估计法选育效果更好;但存活性状为低水平遗传力,主要受环境

因素影响,可直接通过表型选育。不足的是,本研究只选取了 3 个海区环境养殖,想要选育新品种还需要推广到更多海区,筛选出更多普适性材料。研究结果为橙快长牡蛎的良种选育提供了重要的参考资料。

参考文献:

- [1] Zhang G F, Li L, Que H Y. An evolution of oyster mariculture industry in China: New knowledge, variety and product[J]. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2020, 51(4): 740-749. [张国范, 李莉, 阙华勇. 中国牡蛎产业的嬗变——新认知、新品种和新产品[J]. *海洋与湖沼*, 2020, 51(4): 740-749.]
- [2] Bhavsar D, Pandya H, Jasrai Y. Aquaculture and environmental pollution: a review work[J]. *International journal of Engineering Science*, 2016, 2: 40-45.
- [3] Dégremont L, Bédier E, Boudry P. Summer mortality of hatchery-produced Pacific oyster spat (*Crassostrea gigas*). II. Response to selection for survival and its influence on growth and yield[J]. *Aquaculture*, 2010, 299(1-4): 21-29.
- [4] Falconer D S, Mackay T F C. Introduction to quantitative genetics[M]. 4th edition. Chu M X, translated. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2000: 127-135. [(英)Falconer D S, (美)Mackay T F C. 数量遗传学导论[M]. 第 4 版. 储明星, 译. 北京: 中国农业科技出版社, 2000: 127-135.]
- [5] Sae-Lim P, Kaue A, Mulder H A, et al. Genotype-by-environment interaction of growth traits in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): A continental scale study[J]. *Journal of Animal Science*, 2013, 91(12): 5572-5581.
- [6] Xing D, Li Q, Zhang J X. Genotype by environment (G×E) interaction for growth and shell color traits in the white-shell strain of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*)[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2019, 43(2): 474-482. [邢德, 李琪, 张景晓. 壳白长牡蛎基因型与环境互作(G×E)效应分析[J]. *水产学报*, 2019, 43(2): 474-482.]
- [7] Mulder H A, Bijma P. Effects of genotype×environment interaction on genetic gain in breeding programs[J]. *Journal of Animal Science*, 2005, 83(1): 49-61.
- [8] Falconer D S. The problem of environment and selection[J]. *The American Naturalist*, 1952, 86(830): 293-298.
- [9] Evans S, Langdon C. Effects of genotype×environment interactions on the selection of broadly adapted Pacific oysters (*Crassostrea gigas*)[J]. *Aquaculture*, 2006, 261(2): 522-534.
- [10] Dégremont L, Bédier E, Soletchnik P, et al. Relative importance of family, site, and field placement timing on

- survival, growth, and yield of hatchery-produced Pacific oyster spat (*Crassostrea gigas*)[J]. *Aquaculture*, 2005, 249(1-4): 213-229.
- [11] Swan A A, Thompson P A, Ward R D. Genotype×environment interactions for weight in Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) on five Australian farms[J]. *Aquaculture*, 2007, 265(1-4): 91-101.
- [12] Song S L, Li Q, Kong L F, et al. Genetic effect and interaction between genotype and environment of growth-related traits of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*)[J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2013, 43(10): 41-47. [宋盛亮, 李琪, 孔令锋, 等. 长牡蛎生长性状的遗传效应及与环境互作分析[J]. *中国海洋大学学报(自然科学版)*, 2013, 43(10): 41-47.]
- [13] Mas-Muñoz J, Blonk R, Schrama J W, et al. Genotype by environment interaction for growth of sole (*Solea solea*) reared in an intensive aquaculture system and in a semi-natural environment[J]. *Aquaculture*, 2013, 410-411: 230-235.
- [14] Guan J T, Hu Y L, Wang M S, et al. Estimating genetic parameters and genotype-by-environment interactions in body traits of turbot in two different rearing environments[J]. *Aquaculture*, 2016, 450: 321-327.
- [15] Li W J, Luan S, Luo K, et al. Genetic parameters and genotype by environment interaction for cold tolerance, body weight and survival of the Pacific white shrimp *Penaeus vannamei* at different temperatures[J]. *Aquaculture*, 2015, 441: 8-15.
- [16] Fariás W J, Winkler M F, Brokordt K B. Genotype by environment interactions, heritabilities and genetic correlations for productive traits of *Haliotis rufescens*[J]. *Aquaculture*, 2017, 473: 407-416.
- [17] Barros J, Winkler F M, Velasco L A. Heritability, genetic correlations and genotype-environment interactions for growth and survival of larvae and post-larvae of the Caribbean scallop, *Argopecten nucleus* (Mollusca: Bivalvia)[J]. *Aquaculture*, 2018, 495: 948-954.
- [18] Luan S, Kong J, Wang Q Y. Methods and application of aquatic animal breeding value estimation: A review[J]. *Marine Fisheries Research*, 2008, 29(3): 101-107. [栾生, 孔杰, 王清印. 水产动物育种值估计方法及其应用的研究进展[J]. *海洋水产研究*, 2008, 29(3): 101-107.]
- [19] Zhang T S, Kong J, Luan S, et al. Estimation of genetic parameters and breeding values in shrimp *Fenneropenaeus chinensis* using the REML/BLUP procedure[J]. *Acta Oceanologica Sinica*, 2011, 30(1): 78-86.
- [20] Jiang P, Han L Q, Bai J J, et al. Estimation of genetic parameters and breeding values for growth traits in grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*)[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2018, 25(1): 18-25. [姜鹏, 韩林强, 白俊杰, 等. 草鱼生长性状的遗传参数和育种值估计[J]. *中国水产科学*, 2018, 25(1): 18-25.]
- [21] Li R, Bai J J, Li S J, et al. Estimation of parameters and breeding values for growth traits of largemouth bass[J]. *Journal of Fishery Sciences of China*, 2011, 18(4): 766-773. [李榕, 白俊杰, 李胜杰, 等. 大口黑鲈生长性状的遗传参数和育种值估计[J]. *中国水产科学*, 2011, 18(4): 766-773.]
- [22] Han Z Q, Li Q. Different responses between orange variant and cultured population of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* at early life stage to temperature-salinity combinations[J]. *Aquaculture Research*, 2018, 49(6): 2233-2239.
- [23] Xu L, Li Q, Yu H, et al. Estimates of heritability for growth and shell color traits and their genetic correlations in the black shell strain of Pacific oyster *Crassostrea gigas*[J]. *Marine Biotechnology*, 2017, 19(5): 421-429.
- [24] Xing D, Li Q, Kong L F, et al. Heritability estimate for mantle edge pigmentation and correlation with shell pigmentation in the white-shell strain of Pacific oyster, *Crassostrea gigas*[J]. *Aquaculture*, 2018, 482: 73-77.
- [25] Han Z Q, Li Q, Liu S K, et al. Crossbreeding of three different shell color lines in the Pacific oyster reveals high heterosis for survival but low heterosis for growth[J]. *Aquaculture*, 2020, 529: 735621.
- [26] Han Z Q, Li Q. Mendelian inheritance of orange shell color in the Pacific oyster *Crassostrea gigas*[J]. *Aquaculture*, 2020, 516: 734616.
- [27] Han Z Q, Li Q. Relationship between shell color and growth and survival traits in the Pacific oyster *Crassostrea gigas*[J]. *Journal of Ocean University of China*, 2021, 20(4): 985-991.
- [28] Gao F, Li G X, Qiao L L. Resource assessment of the tidal energy around the Shandong Peninsula[J]. *Periodical of Ocean University of China*, 2012, 42(12): 91-96. [高飞, 李广雪, 乔璐璐. 山东半岛近海潮汐及潮汐、潮流能的数值评估[J]. *中国海洋大学学报(自然科学版)*, 2012, 42(12): 91-96.]
- [29] Sun B N, Yang Y Z, Teng Y, et al. Study on wave characteristic parameters in the coastal area of Rushan Bay[J]. *Advances in Marine Science*, 2014, 32(4): 459-466. [孙宝楠, 杨永增, 滕涌, 等. 乳山湾邻近海域波浪特征要素规律研究[J]. *海洋科学进展*, 2014, 32(4): 459-466.]
- [30] Wang Z Y, Wang W L, Hu W, et al. Statistical analysis of wave characteristics in coastal waters of Qingdao[J]. *Journal of Ocean Technology*, 2021, 40(2): 61-68. [王志勇, 王炜荔, 胡伟, 等. 青岛近岸海域波浪要素特征研究[J]. *海洋技术学报*, 2021, 40(2): 61-68.]
- [31] Jiang G W, Li Q, Xu C X, et al. Reciprocal hybrids derived from *Crassostrea gigas* and *C. angulata* exhibit high heterosis in growth, survival and thermotolerance in Northern China[J]. *Aquaculture*, 2021, 545: 737173.
- [32] Dégremont L, Boudry P, Ropert M, et al. Effects of age and environment on survival of summer mortality by two selected groups of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*[J]. *Aquaculture*, 2010, 299(1-4): 44-50.
- [33] Wan S, Li Q, Liu T, et al. Heritability estimates for shell color-related traits in the golden shell strain of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) using a molecular pedigree[J]. *Aquaculture*, 2017, 476: 65-71.
- [34] Chen Y L, Xu C X, Liu S K, et al. Estimates of genetic parameters for orange shell color and their correlation with growth traits in the improved orange shell line of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*)[J]. *Journal of Fisheries of China*, 2024, 48(1): 123-131. [陈雨露, 徐成勋, 刘士凯, 等. 长牡

- 蚶壳橙性状遗传参数评估及与生长性状的关联性[J]. 水产学报, 2024, 48(1): 123-131.]
- [35] Yang B, Zhai S Y, Li X, et al. Identification of *Vibrio alginolyticus* as a causative pathogen associated with mass summer mortality of the Pacific Oyster (*Crassostrea gigas*) in China[J]. Aquaculture, 2021, 535: 736363.
- [36] Xu H Q, Li Q, Han Z Q, et al. Fertilization, survival and growth of reciprocal crosses between two oysters, *Crassostrea gigas* and *Crassostrea nippona*[J]. Aquaculture, 2019, 507: 91-96.
- [37] Robertson A. The sampling variance of the genetic correlation coefficient[J]. Biometrics, 1959, 15(3): 469-485.
- [38] Sirovy K A, Johnson K M, Casas S M, et al. Lack of genotype-by-environment interaction suggests limited potential for evolutionary changes in plasticity in the eastern oyster, *Crassostrea virginica*[J]. Molecular Ecology, 2021, 30(22): 5721-5734.
- [39] In V V, Sárg V V, O'Connor W, et al. Are strain genetic effect and heterosis expression altered with culture system and rearing environment in the Portuguese oyster (*Crassostrea angulata*)?[J]. Aquaculture Research, 2017, 48(8): 4058-4069.

Analysis of the interaction effect between genotype and environment (G × E) in the rapid-growth strain of the orange shell Pacific oyster *Crassostrea gigas*

DU Lijie¹, HU Yiming¹, MA Xinhang¹, GUO Lang¹, XU Chengxun¹, LI Qi^{1,2}

1. Key Laboratory of Mariculture, Ministry of Education; Ocean University of China, Qingdao 266003, China;

2. Laboratory for Marine Fisheries Science and Food Production Processes, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266237, China

Abstract: To analyze the genotype-environment (G×E) interaction effects on the growth and survival traits of a rapid-growth strain of *Crassostrea gigas*, 28 full-sib families were constructed, and each family was divided into three groups, which were cultured in the Rushan, Rongcheng, and Huangdao Sea areas. The heritability and G×E effects on the growth and survival traits of 12-month-old *C. gigas* were estimated using a two-trait animal model and the REML method. The BLUP breeding value estimation method was used to comprehensively weigh the breeding values for shell height, body weight, and survival traits to screen for universal breeding materials. The results showed that the shell phenotypes of the strains found in the Rushan and Huangdao Sea areas were significantly better than those of the Rongcheng Sea area, which were more suitable for aquaculture. The heritability of growth and survival traits in the Rushan, Rongcheng, and Huangdao Sea areas were 0.16–0.62, 0.07–0.80, and 0.07–0.63, respectively. A scale effect was observed; however, in addition to the heritability of survival traits, they were all medium-high heritability and had good breeding potential. Therefore, the breeding effect was improved using the breeding value estimation method. Survival traits are mainly affected by environmental factors and can be directly selected based on the phenotype. Considering the different sea areas as fixed effects, the heritability of growth and survival traits, calculated by combining the three environments was 0.04–0.31. The decrease in comprehensive heritability indicated that environmental differences affected heritability assessment. In addition, the genetic correlation of the selected target traits between the two sea areas was less than 0.8, which indicated a significant G×E effect. Therefore, environmental factors must be considered comprehensively during breeding. By comparing the comprehensive breeding values, it was found that family G25 showed special adaptability to the Rushan Sea area, family G16 had special adaptability to the Rongcheng Sea area, and family G23 showed adaptability to the Rushan and Huangdao Sea areas, all of which showed significant gene rearrangement effects. Family G2 was found to have universal adaptability to the three sea area. The results obtained in this study provide an important reference for breeding a rapid-growth strain of the orange shell *C. gigas*.

Key words: *Crassostrea gigas*; orange shell; family selection; genetic parameter; genotype by environment (G×E) interaction; breeding value

Corresponding author: LI Qi. E-mail: qili66@ouc.edu.cn